

Особенности метаболизма желчных кислот у рыб и их биологическое значение (обзор)

© 2026. А. В. Прусаков, М. С. Голодяева, В. С. Понамарёв✉

ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины», г. Санкт-Петербург, Российская Федерация

Желчные кислоты у рыб, как и у других позвоночных, представляют собой сложную метаболическую систему, состав которой зависит от вида, возраста, кормовой базы и условий среды обитания. Их соотношение тесно связано с энтерогепатической циркуляцией – непрерывным циклом синтеза, транспорта, использования и реабсорбции желчных кислот, обеспечивающим поддержание их оптимальной концентрации в организме. В этот процесс вовлечены печень, желчные протоки, желчный пузырь и кишечник. Нарушения энтерогепатической циркуляции, обусловленные снижением синтеза или реабсорбции желчных кислот, могут приводить к патологиям желудочно-кишечного тракта рыб, проявляющимся расстройствами пищеварения и воспалительными процессами, что особенно актуально в условиях интенсивного рыбоводства. Цель данной работы – анализ научных публикаций, посвящённых метаболизму желчных кислот у рыб и их биологическому значению, выполненный в соответствии с методологическими рекомендациями Х. Снайдера по подготовке обзорных статей. Анализ литературы показал, что рыбы характеризуются значительно большим разнообразием желчных кислот по сравнению с другими позвоночными. Их метаболизм включает синтез первичных желчных кислот из холестерина в печени, их конъюгацию, участие в эмульгировании жиров в кишечнике и последующую реабсорбцию. Часть желчных кислот подвергается микробной трансформации в кишечнике с образованием вторичных и третичных форм, роль которых до конца не изучена. Глубокое понимание метаболизма желчных кислот у рыб имеет ключевое значение для профилактики заболеваний, повышения эффективности выращивания, изучения адапционных и эволюционных механизмов у различных видов рыб.

Ключевые слова: пищеварение рыб, желчь, энтерогепатическая циркуляция, жировой обмен, биомаркеры

Благодарности: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 25-26-00274, <https://rscf.ru/project/25-26-00274/>

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Прусаков А. В., Голодяева М. С., Понамарёв В. С. Особенности метаболизма желчных кислот у рыб и их биологическое значение (обзор). *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2026;27(1):41–52.

DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2026.27.1.41-52>

Поступила: 10.03.2025

Принята к публикации: 22.01.2026

Опубликована онлайн: 27.02.2026

Features of bile acid metabolism in fish and their biological significance (review)

© 2026. Alexey V. Prusakov, Maria S. Golodyaeva, Vladimir S. Ponomarev✉

Saint Petersburg State University of Veterinary Medicine, Saint Petersburg, Russian Federation

Bile acids in fish, as in other vertebrates, represent a complex metabolic system the composition of which depends on species, age, diet, and environmental conditions. Their ratio is closely associated with enterohepatic circulation—a continuous cycle of bile acid synthesis, transport, utilization, and reabsorption that maintains their optimal concentration in the body. This process involves the liver, bile ducts, gallbladder, and intestine. Disruptions of enterohepatic circulation caused by impaired bile acid synthesis or reduced intestinal reabsorption may lead to gastrointestinal pathologies in fish manifested by digestive disorders and inflammatory processes, which is especially relevant under intensive aquaculture conditions. The aim of the research was to analyze scientific publications focused on bile acid metabolism in fish and their biological significance, following the methodological recommendations for writing review articles proposed by H. Snyder. The literature analysis revealed that fish exhibit a significantly greater diversity of bile acids compared to other vertebrates. Their metabolism includes the synthesis of primary bile acids from cholesterol in the liver, their subsequent conjugation, participation in lipid emulsification in the intestine, and reabsorption. A portion of bile acids undergoes microbial transformation in the intestine, resulting in the formation of secondary and tertiary bile acids, whose roles are not yet fully understood. A comprehensive understanding of bile acid metabolism in fish is essential for the development of effective strategies for disease prevention, improvement of aquaculture efficiency, and the study of adaptive and evolutionary mechanisms in different fish species.

Key words: fish digestion, bile, enterohepatic circulation, lipid metabolism, biomarkers

Acknowledgements: the research was supported by the grant of the Russian Science Foundation No. 25-26-00274, <https://rscf.ru/project/25-26-00274/>

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

Conflict of interest: the authors declared no conflict of interest.

For citations: Prusakov A. V., Golodyaeva M. S., Ponamarev V. S. Features of bile acid metabolism in fish and their biological significance (review). *Agrarnaya nauka Euro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2026;27(1):41–52. (In Russ.) DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2026.27.1.41-52>

Received: 10.03.2025

Accepted for publication: 22.01.2026

Published online: 27.02.2026

Изучение пула желчных кислот у рыб представляет значительный интерес как для фундаментальной биологии, так и прикладных областей, таких как аквакультура и экотоксикология. Желчные кислоты играют ключевую роль в эмульгировании жиров и их всасывании в кишечнике, что важно для обмена веществ и поддержания здоровья рыб. Кроме того, состав и концентрация желчных кислот могут служить индикаторами состояния здоровья и питания рыб, а также отражать воздействие различных экологических факторов.

В аквакультуре понимание динамики пула желчных кислот может помочь в оптимизации кормовых рационов и улучшении переваривания пищи, что напрямую влияет на рост и продуктивность рыб. В контексте экотоксикологии, желчные кислоты могут служить биомаркерами воздействия загрязнителей. Некоторые токсичные вещества, такие как полициклические ароматические углеводороды (ПАУ) и тяжелые металлы, могут нарушать метаболизм желчных кислот, что отражается на их составе и концентрации. Таким образом, мониторинг пула желчных кислот у рыб может быть использован для оценки состояния водных экосистем и выявления загрязнений.

Кроме того, изучение желчных кислот у рыб может способствовать пониманию эволюционных аспектов метаболизма. Рыбы представляют собой разнообразную группу организмов, и сравнительный анализ пула желчных кислот у различных видов может дать ценные знания об эволюционных изменениях метаболических путей.

Таким образом, актуальность изучения пула желчных кислот у рыб обусловлена их важностью для физиологии рыб, потенциалом для улучшения практик аквакультуры, возможностью использования в качестве биомаркеров в экотоксикологии и вкладом в понимание эволюционных процессов.

У рыб, как и у иных позвоночных, желчные кислоты имеют сложный метаболизм, обусловленный их энтерогепатической

циркуляцией [1], значение которой заключается в поддержании их постоянной концентрации в организме¹. К органам энтерогепатического цикла у рыб относятся печень, желчные протоки, желчный пузырь и кишечник [2]. Нарушения кислотного статуса желчных кислот у рыб могут быть обусловлены повышенной экскрецией в связи со снижением их реабсорбции или синтеза [3], что сопряжено с развитием множества патологий желудочно-кишечного тракта. Для понимания патогенеза их развития и проведения адекватной коррекции при разведении рыб необходимы четкие данные о составе, биологических свойствах и особенностях метаболизма желчных кислот.

Цель обзора – поиск и анализ информации из научных публикаций, посвященных метаболизму желчных кислот у рыб и их биологическому значению.

Основные задачи исследования:

- проанализировать данные в научной литературе на предмет общих сведений о строении и метаболизме желчных кислот у животных;
- рассмотреть процесс энтерогепатической циркуляции желчных кислот;
- выявить отличительные особенности вышеперечисленного у рыб.

Материал и методы. При составлении текста работы подбор и анализ научных публикаций осуществляли в соответствии с рекомендациями к написанию обзорных статей Х. Снайдера [4]. Отбор публикаций выполняли с использованием интегративного подхода без учета их цитируемости, а именно:

1. Определение ключевых слов и фраз, наиболее точно отражающих тему обзора: пищеварение рыб; желчные кислоты; энтерогепатическая циркуляция; жировой обмен; биохимия пищеварения у рыб; физиологические особенности рыб; гепатопатии рыб.

2. Выбор научных баз данных, позволяющих обеспечить наиболее широкий охват научной литературы: eLIBRARY; Pubmed; Scopus (Elsevier); Web of Science (Clarivate).

¹Агафонова Н. А. Постхолестеринемический синдром: вопросы диагностики и лечения. М.: Прима Принт, 2015. 68 с.

3. Поиск и сбор научной литературы включали: использование ключевых слов для поиска статей, начиная с последних работ и продвигаясь к более ранним; применение фильтров для ограничения поиска по типу публикации (исследовательские статьи, диссертации, обзоры); сбор ссылок на работы, которые касаются как современных, так и исторических исследований.

4. На основе проведенного анализа были выбраны 77 наиболее значимых исследований отечественных и зарубежных авторов для включения в обзор.

Основная часть. Строение и метаболизм желчных кислот. По своей природе желчные кислоты являются стероидными соединениями, в основе которых лежит каркас из четырех углеродных колец, часто находящихся в соединениях с таурином, цистеином или сульфатными группами [5].

В зависимости от физико-химических свойств желчные кислоты подразделяются на гидрофобные (холевая, деоксихолевая и литохолевая) и гидрофильные (урсодезоксихолевая и хенодезоксихолевая) [6]. Первые стимулируют выход в желчь холестерина и фосфолипидов, участвуют в эмульгации жиров в кишечнике и стимулируют панкреатическую липазу, обладают выраженными детергентными свойствами и снижают синтез α -интерферона клетками печени. Вторые также участвуют в эмульгации жиров и помимо этого снижают абсорбцию холестерина в кишечнике, а также интенсивность его синтеза и поступления в желчь. Как антагонисты гидрофобных желчных кислот, гидрофильные снижают их детергентное действие и стимулируют синтез α -интерферона [7]. Желчные кислоты принято подразделять на первичные, вторичные и третичные [6].

Метаболизм желчных кислот включает в себя химические превращения, происходящие в печени и кишечнике во время их циркуляции по энтерогепатическому циклу [8].

Предшественником синтеза желчных кислот является холестерин [9, 10]. Биосинтез желчных кислот – один из главных путей выведения холестерина из организма, а сами желчные кислоты являются конечными продуктами его метаболизма в печени [7]. По своей химической природе желчные кислоты представляют собой производные холановой кислоты, то есть это оксикислоты, имеющие

в составе своих молекул фенантренциклопентан (андростан). С биологической точки зрения, наиболее важными являются желчные кислоты, находящиеся в виде слабощелочных натриевых солей, а также в соединениях с аминокислотами².

Из холестерина образуются первичные желчные кислоты. К последним относятся холевая и хенодезоксихолевая [9, 10], которые синтезируются гепатоцитами в виде конъюгатов, что увеличивает их растворимость. В основном желчные кислоты конъюгируют с таурином и глицином [7, 11]. Однако встречаются их сульфатированные формы и соединения с глюкуроновой кислотой. Эти соединения снижают токсичность желчных кислот [7].

Желчные кислоты участвуют во многих обменных процессах, нарушения которых неизбежно сопряжены с развитием патологий желудочно-кишечного тракта и печени. При схожем химическом строении каждая из желчных кислот отличается своими физическими и биологическими параметрами [7].

Понижение уровня концентрации желчных кислот в просвете кишечника приводит к нарушению абсорбции жиров. Это обусловлено тем, что они, являясь поверхностно активными веществами, адсорбируются на поверхности капелек жира, препятствующих их агрегации друг с другом [7]. В результате образуется мелкодисперсная жировая эмульсия, а входящие в ее состав мельчайшие капельки жира способны активно проникать через щеточную кайму энтероцитов.

Помимо основной задачи – участие в переваривании и абсорбции жиров желчные кислоты играют важную роль в поддержании кишечного барьера, оказывают бактериостатическое действие и способствуют нормальному функционированию кишечного микробиома [12], облегчают всасывание кальция [13].

Они способны регулировать оптимальный видовой состав микробиома как прямо, так и косвенно путем активации генов врожденного иммунного ответа в тонкой кишке [14, 15], препятствуя избыточному бактериальному росту [16, 17]. Например, некоторые первичные желчные кислоты могут влиять на прорастание спор *Clostridioides difficile* [18]. Также доказан их угнетающий эффект в отношении патогенных видов *Blautia coccooides* и *Bacteroides thetaiotaomicron* [19].

²Ковалёва И. В., Поддубная О. В. Химия. Биохимия пищеварения: курс лекций. Горки: БГСХА, 2019. 76 с.

Участвуя в процессах пищеварения, желчные кислоты активизируют панкреатическую липазу и деятельность некоторых протеаз, усиливают перистальтику кишечника, осаждают пепсин, предохраняя этим трипсиноген от разложения. В свою очередь, липаза гидролизует эмульгированные жиры с образованием глицерина и высших жирных кислот, концентрация которых в составе химуса гуморально усиливает отделение желудочного сока³. Поджелудочная железа секретирует помимо панкреатической липазы фосфолипазу и карбоксилэфирлипазу [20]. Считается, что последняя у морских рыб является доминирующей из всех липаз, выделяемых поджелудочной железой [21]. Также желчные кислоты обеспечивают денатурацию белков пищи, способствуя ускорению их расщепления [7].

Соединяясь в составе химуса кишечника с плохо растворимыми в воде жирными кислотами, желчные кислоты образуют водорастворимые парные комплексные соли (жирная кислота + желчная кислота), способные легко всасываться. Таким образом, за счет данного механизма жирные кислоты всасываются с помощью желчных кислот, при этом их соединения с желчными кислотами непрочные. В цитоплазме энтероцитов соединения распадаются на свободные желчные и жирные кислоты. Последние из них соединяются с глицерином, в результате происходит ресинтез жиров. Считается, что для всасывания одной молекулы жирной кислоты требуется от двух до четырех молекул желчных кислот. Также желчные кислоты способствуют всасыванию каротинов, витаминов Е, D и К, аминокислот, солей кальция и растительных стероидов^{4, 5}.

На уровне гепатоцитов желчные кислоты регулируют секрецию липидов, способствуют транспорту фосфолипидных соединений и митозу печеночных клеток при их регенерации, регулируют интенсивность собственного синтеза по механизму обратной отрицательной связи [7, 22, 23], помогают выведению многих ксенобиотиков, лекарственных соединений и тяжелых металлов [24, 25].

В составе билиарной системы желчные кислоты обеспечивают сольubilизацию и транспорт холестерина, органических анионов и катионов тяжелых металлов, стимулируют

секрецию бикарбонатов холангиоцитами и способствуют их пролиферации при повреждении, а также улучшают секрецию муцина эпителием желчного пузыря. При их недостатке в составе желчи в просвете желчного пузыря образуются холестериновые камни, наблюдается нарушение всасывания жирорастворимых витаминов и образование оксалатных камней в почках [7].

В толстой кишке желчные кислоты способствуют всасыванию воды, увеличивая пропульсивную моторику [7]. Желчные кислоты рассматриваются в качестве сигнальных молекул, участвующих в регуляции метаболизма триглицеридов, холестерина и поддержании энергетического баланса [26, 27].

Энтерогепатическая циркуляция желчных кислот. В образовании желчных кислот принимают участие 17 отдельных ферментов [28]. Однако ферменты, участвующие в их синтезе, распределены по гепатоцитам неравномерно. В зависимости от зонального расположения гепатоцита, в составе печеночной дольки их концентрация в цитоплазме и функциональная активность различны. Так, центрально расположенные гепатоциты, окружающие центральную вену дольки, отвечают преимущественно за синтез первичных желчных кислот. В свою очередь, гепатоциты периферии дольки, контактируя по большей части с кровью, поступающей в печень по печеночной артерии и портальной вене, улавливают и транспортируют желчные кислоты, всосавшиеся в кишечнике [29].

В печеночных клетках синтез желчных кислот осуществляется в гладком эндоплазматическом ретикулуме путем окисления холестерина и укорочения его боковой цепи. Выведение желчных кислот из гепатоцитов в начальное звено билиарной системы печени – желчный капилляр осуществляется за счет двух переносчиков. Первый – «насос выведения желчных кислот (bile salt export pump)» участвует в транспорте одновалентных желчных кислот. Второй – «белок устойчивости ко многим лекарствам (multidrug resistance protein)» участвует в транспорте двухвалентных кислот, а также конъюгатов с глюкуроновой кислотой и сульфатированных форм [7].

³Ковалёва И. В., Поддубная О. В. Указ. соч.

⁴Там же.

⁵Ильченко А. А. Болезни жёлчного пузыря и жёлчных путей. Руководство для врачей. М.: Медицинское информационное агентство, 2011. 877 с. URL: <https://djuv.online/file/e1rPOssLLJk4i>

По билиарной системе печени первичные желчные кислоты транспортируются в составе желчи в кишечник [7, 11], где под влиянием его микробиома подвергаются гидроксилированию [9, 10].

Небольшое количество желчных кислот всасывается в начальном отделе тонкой кишки путем пассивной диффузии [30]. Однако большая часть из них в дистальном участке тонкой кишки всасывается в кровь и через портальную вену следует обратно в печень [7, 11]. Таким образом, тонкая кишка участвует в поддержании гомеостаза желчных кислот [7]. При этом в энтероциты подвздошной кишки через их микроворсинки желчные кислоты поступают за счет апикального натрий-зависимого желчного транспортера [31]. Благодаря последнему в цитоплазму печеночной клетки поступает одна молекула желчной кислоты и два иона натрия [32]. По цитоплазме энтероцитов в направлении их базальной мембраны желчные кислоты транспортируются в связке с белком гастротропином. Достигнув базальной части клетки, они переносятся в сосуды кишки с помощью гетеродимерного транспортера OST α /OST β [31, 33].

Не всосавшаяся в подвздошной кишке оставшаяся часть первичных желчных кислот поступает в толстую кишку, где она деконъюгируется и дегидроксилируется под действием анаэробной микрофлоры [34]. В результате этого первичные желчные кислоты превращаются во вторичные – литохолевую, дезоксихолевую [7, 11] и третичную – урсодезоксихолевую [6]. Данная трансформация желчных кислот под влиянием ферментов микрофлоры является механизмом их сохранения, дающим возможность обратной реабсорбции и снижения количества потерь [7]. Именно поэтому на энтерогепатическую циркуляцию существенное влияние оказывает состав микробиома кишечника.

Перечисленные выше желчные кислоты частично пассивно абсорбируются в толстой кишке [12], при этом литохолевая кислота, ввиду слабой растворимости, в основном выводится из организма в составе кала [35].

После реабсорбции вторичных и третичных желчных кислот происходит их конъюгация с глицином или таурином. Далее с током крови, также как и первичные, через систему воротной вены они возвращаются в печень.

Таким образом, только незначительное количество желчных кислот попадает в общий кровоток [6]. В почках они подвергаются обратной реабсорбции, после чего через системный кровоток снова попадают в печень [36].

В гепатоцитах свободные желчные кислоты, всосавшиеся в кровь из кишечника, превращаются в конъюгированные и вновь поступают в желчный пузырь [6]. При этом незначительное количество утраченных желчных кислот для поддержания размера пула восполняется за счет их биосинтеза в печени [30].

Существует механизм – холангиогепатический шунт, благодаря которому некоторые желчные кислоты повторно абсорбируются эпителиоцитами желчных протоков и поступают обратно в гепатоциты [36].

На скорость синтеза желчных кислот оказывают влияние гормоны щитовидной железы, глюкокортикоиды, инсулин, а также циркадные ритмы [37, 38]. Образование желчных кислот может снижаться из-за использования в составе рациона растительных кормов, имеющих низкий уровень холестерина, необходимого для их синтеза [39]. На наличие желчных кислот в просвете кишечника у рыб влияет содержание сапонинов в составе корма [40].

Помимо этого, процесс их образования регулируется посредством механизма отрицательной обратной связи. Так, желчные кислоты, прошедшие энтерогепатический путь циркуляции и вернувшиеся в печень, подавляют в ней синтез первичных желчных кислот [30], благодаря ингибированию холестерин-7-альфа-гидроксилазы [7]. Данный процесс контролируется печеночным X-рецептором (LXR) и кишечным ядерным фарнезоидным X-рецептором [41]⁶. Также существует физиологическая связь между повышением уровня синтеза желчных кислот и регуляцией метаболизма питательных веществ после приема пищи [30].

Отличительные особенности желчно-кислотного пула у рыб. Желчь у рыб, как и большинство биологических жидкостей, состоит из воды, а также органических и неорганических веществ. К органическим относятся желчные кислоты, фосфатидилхолин, билирубин, биливердин, белки [24], холестерин, муцин, лецитин, витамины А, В и С, а также некоторые ферменты⁷. К неорганическим – различные основания, макро- и микроэлементы [24].

⁶Аmineва В. А., Яржобек А. А. Физиология рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. 200 с.

⁷Пегель В. А. Физиология пищеварения рыб. Томск: Издание Томского государственного университета, 1950. 206 с.

Цвет желчи у рыб зависит от их вида и содержания желчных пигментов. Билирубин придает ей желтоватый оттенок, а биливердин – зеленоватый [42].

Желчь форели (*Salmo trutta*) обычно имеет зеленовато-желтый цвет. Это связано с присутствием билирубина и биливердина, которые являются основными желчными пигментами. Желчь лосося (*Salmo salar*) часто имеет желтовато-зеленый оттенок [43]. Это обусловлено высоким содержанием билирубина и других желчных пигментов. У карпа (*Cyprinus carpio*) желчь может быть от светло-желтого до темно-зеленого цвета. Вариации в цвете могут быть обусловлены различиями в диете и метаболизме. У тилапии (*Oreochromis niloticus*) желчь обычно светло-желтого цвета, что связывают с их диетой, которая часто включает растительные компоненты. Желчь сельди (*Clupea harengus*) может быть от светло-желтого до зеленоватого цвета, что отражает различия в составе желчных пигментов. У сома (*Silurus glanis*) желчь может быть темно-зеленого или даже коричневого цвета, что определяется их диетой [42].

Желчные кислоты являются основным компонентом желчи. На их долю приходится около 60 % от общего количества органических соединений, входящих в состав желчи и около 67 % от ее сухого остатка [7]. Следует отметить существование термина «желчные кислоты», под которым принято объединять не только сами желчные кислоты, но и родственные им соединения (сернокислые эфиры желчных спиртов) [44].

При этом соотношение желчных кислот в составе желчи зависит от возраста и вида рыб [44].

У щуки (*Esox lucius*), окуня (*Perca fluviatilis*), карпа и других видов рыб преобладают холевая и хенодезоксихолевая кислоты [1, 45], однако у наваги (*Eleginus nawaga*) их содержание достаточно низкое, при этом литохолевая и дезоксихолевая кислоты обнаруживаются только в следовых количествах [44]. Уровень холевой кислоты заметно падает у двухлеток в сравнении с сеголетками. Это связано с замедлением скорости метаболизма у взрослой рыбы [1, 44, 45]. Различные виды рыб характеризуются уникальными характеристиками желчнокислотного пула. У морских рыб, таких как тунец (*Thunnus thynnus*) и лосось наблюдается преобладание секреции уникальных желчных кислот, которые более

эффективно действуют в соленой воде, что связано с особенностями их обмена веществ и потребностью в адаптации к высокому содержанию солей.

Место обитания играет важную роль в формировании желчнокислотного пула. У рыб, обитающих в экосистемах с переменными условиями, таких как мангровые леса или эстуарии, желчные кислоты могут адаптироваться к изменению диетических привычек и уровня солености. Например, рыбы, живущие в солоноватой воде, способны синтезировать более широкую гамму желчных кислот, что увеличивает их устойчивость к изменениям в рационе и окружающей среде. Рыбы, обитающие в стабильных пресноводных или морских районах, имеют более узкий спектр желчных кислот, что отражает их специализированный характер питания.

Питание рыб оказывает значительное влияние на состав желчнокислотного пула. У хищных видов, таких как щука и морской окунь, большое количество желчных кислот связано с высокой долей жиров в их рационе. Эти виды используют желчные кислоты для эффективного переваривания и всасывания жиров, что имеет критическое значение для их энергетического метаболизма. Напротив, у фитофагов, таких как карпы и травоядные цихлиды (род *Cichla*), наблюдается более высокое содержание желчных кислот, направленных на переваривание сложных углеводов и клетчатки, что отражает адаптивные механизмы их питания.

Для оценки соотношения вышеуказанных кислот желчи часто применяют холатный показатель (отношение холевой кислоты к концентрации желчных кислот), который у рыб является видоспецифичным и зависит от разнообразия кормовой базы [46]. У форели и лосося холатный показатель один из самых высоких среди видов рыб [43]. Это связано с диетой богатой жирными кислотами, которые в процессе метаболизма должны быть эмульгированы. У карповых и сельдевых холатный показатель находится в умеренных значениях, что коррелирует с разнообразной диетой, состоящей из растительных и животных компонентов. Самым низким уровнем холатного показателя обладают сом и тилапия, в питании которых преобладают растительные компоненты [45]. Видоспецифичность холатного показателя подчеркивает важность учета биологических и экологических факторов при оценке пула

жёлчных кислот у рыб. Это имеет значение для понимания метаболических процессов, а также для разработки оптимальных кормовых рационов в аквакультуре и мониторинга экологического состояния водных экосистем.

При длительном голодании у рыб в составе желчного пузыря увеличивается объем накопленной желчи. Эта уникальная особенность обусловлена застоем желчи, так как она поступает в кишечник только при условии наличия в нем кормовых масс [47]. В этом случае содержащиеся в составе пищи желчные кислоты и аминокислоты стимулируют секрецию холецистокинина. Последний является пептидным гормоном, вызывающим сокращение желчного пузыря [42]. Следует отметить, что морские рыбы, в сравнении с пресноводными, обладают меньшим по объему желчным пузырем.

Благодаря наличию фосфолипидов и желчных кислот, холестерин в составе желчи находится в растворенном состоянии в виде смешанных мицелл [48]. Таким образом, желчные кислоты стабилизируют холестерин, а их смесь с ним и лецитином в определенных соотношениях способна к формированию ламеллярных жидкокристаллических структур. Литогенность желчи (способность образовывать желчные камни) у разных видов рыб различна, что, скорее всего, обусловлено особенностями их метаболизма. Так, у чешуйчатого карпа она значительно выше, чем у зеркального [49].

У рыб, не имеющих желудка, желчь вырабатывается в большем объеме. Поскольку в желчи накапливаются вещества из окружающей среды [50], она может быть хорошим биомаркером при проведении биологических, экологических и токсикологических исследований [51].

Составляющие желчи в зависимости от их концентрации у рыб могут ограничивать рост микроорганизмов кишечника, регулируя тем самым состав его микробиома [52].

Желчь рыб содержит шесть макроэлементов – кальций, калий, магний, натрий, фосфор и серу, желчь морских рыб содержит больше калия и натрия в сравнении с пресноводными. Помимо макроэлементов желчь рыб богата микроэлементами. В ее составе можно выделить алюминий, мышьяк, барий, висмут,

кобальт, хром, медь, железо, литий, цинк, галлий, титан, свинец, молибден, ванадий, таллий, кадмий, марганец, никель, сурьму, селен и стронций [53]. Различия наблюдаются и у рыб из разных водоемов. Мышьак и селен присутствуют исключительно в желчи морских видов рыб [53].

Таким образом, за счет наличия желчных кислот, белков, а также макро- и микроэлементов, входящих в состав желчи, она формирует физико-химическую среду кишечника [54].

Общее количество желчных кислот, следующих по пути энтерогепатической (портально-билиарной) циркуляции, принято называть их пулом, в составе которого они находятся в связанном состоянии с глицином и таурином [55]. Некоторые из желчных кислот у позвоночных выявляются в системном кровотоке, однако в норме уровень их содержания в плазме крови гораздо ниже, нежели в желчи, что достигается благодаря их эффективной экстракции при прохождении энтерогепатического цикла [56, 57].

При патологиях печени, связанных с поражением гепатоцитов, и как следствие этого, снижением их способности к абсорбции желчных кислот, концентрация последних в составе плазмы крови значительно повышается. Учитывая данное обстоятельство, повышение их уровня в крови может быть специфическим маркером, свидетельствующим о поражении печени [7].

Наибольшее влияние на обмен желчных кислот оказывает рацион рыб⁸. Это обусловлено тем, что образование холестерина в организме происходит из всосавшихся в кишечнике липидов⁹ [58]. Однако имеются сообщения, что состав пищи не влияет на синтез первичных желчных кислот и желчных спиртов [58].

Из аминокислот у корейского морского окуня (*Sebastes koreanus*), атлантического лосося (*Salmo salar*) и радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*) в конъюгации желчных кислот принимает участие только таурин [59, 60, 61, 62]. В свою очередь, желчные спирты конъюгируют с этерифицированным сульфатом. При этом конъюгированные желчные спирты и кислоты принято также называть «солями желчных кислот» [35].

⁸Ганиткевич Я. В. Роль желчи и желчных кислот в физиологии и патологии организма (экспериментальные исследования). Киев: Наукова думка, 1980. 179 с.

⁹Агафонова Н. А. Указ. соч.

В состоянии конъюгации желчные кислоты неспособны проникать через эпителиальную выстилку желчевыводящих путей и тонкой кишки, что обеспечивает их высокое содержание в составе желчи и химуса [63].

При хорошем рационе и интенсивном питании у рыб в крови возрастает концентрация аминокислот. Это ингибирует транспорт желчных кислот из крови в гепатоциты, что в конечном итоге обуславливает снижение их содержания в желчи [62].

Есть сообщения, что конъюгированные и неконъюгированные желчные кислоты и их соединения нередко используют в качестве вкусовых раздражителей у рыб [64]. Также желчные вещества являются у рыб наиболее эффективными стимуляторами обонятельной системы [65] и феромонами [66].

Использование большого количества растительного белка в составе рациона приводит к изменению уровня желчных кислот у рыб, что обуславливает снижение усвояемости липидов [23, 67].

С 2014 года желчные кислоты были одобрены в качестве кормовой добавки и сразу вызвали интерес в аквакультуре [64, 68]. У некоторых видов рыб экзогенные желчные кислоты, входящие в состав рациона питания, могут улучшать показатели роста, которые снижаются под воздействием диеты с высоким содержанием липидов и углеводов [62, 68].

Заключение. Желчнокислотный пул у рыб представляет собой уникальную и многообразную систему, которая варьирует в зависимости от видов, их мест обитания и питания. Это разнообразие обусловлено эволюционными адаптациями, направленными на оптимизацию обмена веществ в различных условиях.

У морских рыб, таких как осетровые (семейство *Acipenseridae*), может наблюдаться значительное количество уникальных желчных кислот, например 12 α -гидроксихолелевая, которая оптимизирована для их солоноватой среды обитания. Эти кислоты способствуют

более эффективному перевариванию жиров, присутствующих в их естественном рационе.

Пресноводные рыбы, такие как карп (*Cyprinus carpio*), демонстрируют другой подход к метаболизму желчных кислот. У карпов в желчи преобладают первичные желчные кислоты – холевая и хенодезоксихолевая, что позволяет эффективно переваривать растительную пищу, богатую углеводами. Это особенно важно для их питания, так как карпы являются всеядными и могут потреблять как растительные, так и животные корма, что требует более универсального подхода к метаболизму.

Хищные рыбы, например щука (*Esox lucius*), также показывают адаптации в своем желчнокислотном пуле. У щук наблюдается высокая концентрация желчных кислот, способствующих перевариванию жировой пищи, поскольку они кормятся другой рыбой, что делает желчные кислоты, такие как кетодезоксихолевая, важными для оптимизации их энергетических затрат.

Интересным случаем являются рыбы, обитающие в труднодоступных экосистемах – мангровые районы, где лунные рыбы (например, *Gobies*) могут адаптироваться к быстроменяющимся условиям диеты и солености. У этих рыб желчь зачастую содержит смесь различных желчных кислот, что позволяет им приспосабливаться как к пресноводной, так и соленой пище, выходя при необходимости на разнообразный диетический рацион. Вышепредставленные примеры иллюстрируют необходимость дальнейших исследований в рамках темы.

Таким образом, желчнокислотный пул у рыб является сложной и разнообразной системой, которая значительно варьирует в зависимости от видовых особенностей, среды обитания и диетических привычек. Эти отличительные характеристики играют важную роль в метаболических адаптациях и выживании рыб в различных экологических нишах. А дальнейшие исследования в данной области помогут глубже понять, как эволюция и экология рыб влияют на их физиологические процессы.

References

1. Попова О. С., Агафонова Л. А. Особенности метаболизма желчных кислот у рыб. Международный вестник ветеринарии. 2022;(1):61–65. DOI: <https://doi.org/10.52419/issn2072-2419.2022.1.61> EDN: OJMMHT
2. Popova O. S., Agafonova L. A. Features of bile acid metabolism in fish. *Mezhdunarodny vestnik veterinarii = International Journal of Veterinary Medicine*. 2022;(1):61–65. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.52419/issn2072-2419.2022.1.61>
3. Winston J. A., Rivera A., Cai J., Patterson A. D., Theriot C. M. Secondary bile acid ursodeoxycholic acid alters weight, the gut microbiota, and the bile acid pool in conventional mice. *PLoS One*. 2021;16(2):e0246161. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246161>

3. Nordrum S., Krogdahl Å., Røsjø C., Olli J. J., Holm H. Effects of methionine, cysteine and medium chain triglycerides on nutrient digestibility, absorption of amino acids along the intestinal tract and nutrient retention in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under pair-feeding regime. *Aquaculture*. 2000;186(3–4):341–360. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00385-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00385-3)
4. Snyder H. Literature Review as a Research Methodology: An Overview and Guidelines. *Journal of Business Research*. 2019;104:333–339. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jbusres.2019.07.039>
5. Goto T., Holzinger F., Hagey L. R., Cerrè C., Ton-Nu H.-T., Schteingart C. D. et al. Physicochemical and physiological properties of 5 α -cyprinol sulfate, the toxic bile salt of cyprinid fish. *Journal of Lipid Research*. 2003;44(9):1643–1651. DOI: <https://doi.org/10.1194/jlr.M300155-JLR200>
6. Лялюкова Е. А., Ливзан М. А. Дисфункция сфинктера Одди и синдром избыточного бактериального роста в кишечнике. *Лечащий врач*. 2013;(1):1–7. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21786148> EDN: SITKHR
- Lyalyukova E. A., Livzan M. A. Oddi sphincter dysfunction and intestinal bacterial overgrowth syndrome. *Lechashchy vrach = Lechaschi Vrach Journal*. 2013;(1):1–7. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21786148>
7. Ильченко А. А. Жёлчные кислоты в норме и при патологии. *Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология*. 2010;(4):3–13. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15217896> EDN: MVAIUX
- Ilichenko A. A. Bile acids in normal and pathological conditions. *Ekspierimentalnaya i klinicheskaya gastroenterologiya = Experimental & clinical gastroenterology*. 2010;(4):3–13. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15217896>
8. Zagoskin P. P., Erlykina E. I. Bile acids as a new type of steroid hormones regulating nonspecific energy expenditure of the body (review). *Modern technologies in medicine*. 2020;12(5):114–127. DOI: <https://doi.org/10.17691/stm2020.12.5.13>
9. Bosisio E., Ghiselli G. C., Kienle M. G., Galli G., Sirtori C. R. Effects of dietary soy protein on liver standards for nutritional studies. *Journal of Nutrition*. 1981;107. DOI: [https://doi.org/10.1016/0022-4731\(81\)90052-2](https://doi.org/10.1016/0022-4731(81)90052-2)
10. Choi Y.-S., Ide T., Sugano M. Age-related change in the regulation of cholesterol metabolism in rats. *Experimental Gerontology*. 1987;22(5):339–349. DOI: [https://doi.org/10.1016/0531-5565\(87\)90032-5](https://doi.org/10.1016/0531-5565(87)90032-5)
11. Гриневич В. Б., Сас Е. И. Физиологические эффекты жёлчных кислот. *РМЖ. Медицинское обозрение*. 2017;1(2):87–91. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32244071> EDN: YLAYZE
- Grinevich V. B., Sas E. I. Physiological effects of bile acids. *RMZH. Meditsinskoe obozrenie*. 2017;1(2):87–91. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32244071>
12. Le H. T. M. D., Lie K. K., Giroud-Argoud J., Rønnestad I., Saele Ø. Effects of Cholecystokinin (CCK) on Gut Motility in the Stomachless Fish Ballan Wrasse (*Labrus bergylta*). *Frontiers in Neuroscience*. 2019;13:553. DOI: <https://doi.org/10.3389/fnins.2019.00553>
13. Sanyal A. J., Hirsch J. I., Moore E. W. Premicellar taurocholate enhances calcium uptake from all regions of rat small intestine. *Gastroenterology*. 1994;106(4):866–874. DOI: [https://doi.org/10.1016/0016-5085\(94\)90744-7](https://doi.org/10.1016/0016-5085(94)90744-7)
14. Ramírez-Pérez O., Cruz-Ramón V., Chinchilla-López P., Méndez-Sánchez N. The role of the gut microbiota in bile acid metabolism. *Annals of Hepatology*. 2017;16(1):S15–S20. DOI: <https://doi.org/10.5604/01.3001.0010.5494>
15. Xiong F., Wu S. G., Zhang J., Jakovlic I., Li W. X., Zou H. et al. Dietary bile salt types influence the composition of biliary bile acids and gut microbiota in grass carp. *Frontiers in Microbiology*. 2018;9:2209. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02209>
16. Ильченко А. А., Мечетина Т. А. Синдром избыточного бактериального роста в тонкой кишке: этиология, патогенез, клинические проявления. *Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология*. 2009;(5):99–109. Режим доступа: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15217838> EDN: MVAHYF
- Iichenko A. A., Mechetina T. A. Syndrome of excessive bacterial growth in the small intestine: etiology, pathogenesis, and clinical manifestations. *Ekspierimentalnaya i klinicheskaya gastroenterologiya = Experimental & clinical gastroenterology*. 2009;(5):99–109. (In Russ.). URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15217838>
17. Begley M., Gahan C. G., Hill C. The interaction between bacteria and bile. *FEMS Microbiology Reviews*. 2005;29(4):625–651. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.femsre.2004.09.003>
18. Allegretti J. R., Kearney S., Li N., Bogart E., Bullock K., Gerber G. K. et al. Recurrent *Clostridium difficile* infection associates with distinct bile acid and microbiome profiles. *Alimentary Pharmacology and Therapeutics*. 2016;43(11):1142–1153. DOI: <https://doi.org/10.1111/apt.13616>
19. Watanabe M., Fukiya S., Yokota A. Comprehensive evaluation of the bactericidal activities of free bile acids in the large intestine of humans and rodents. *Journal of Lipid Research*. 2017;58(6):1143–1152. DOI: <https://doi.org/10.1194/jlr.M075143>
20. Tocher D. R. Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish. *Reviews in Fisheries Science*. 2003;11(2):107–184. DOI: <https://doi.org/10.1080/713610925>
21. Murray H. M., Gallant J. W., Perez-Casanova J. C., Johnson S. C., Douglas S. E. Ontogeny of lipase expression in winter flounder. *Journal of Fish Biology*. 2003;62(4):816–833. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00067.x>
22. Васильева О. Б., Назарова М. А., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Липидный состав и оценка перекисного окисления липидов в органах и тканях рыб. В кн.: Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2012. С. 175–185.
- Vasileva O. B., Nazarova M. A., Ripatti P. O., Nemova N. N. Lipid composition and assessment of lipid peroxidation in fish organs and tissues. In: *Biota of the northern lakes under anthropogenic influence*. Petrozavodsk: *Karelsky nauchny tseentr RAN*, 2012. pp. 175–185.

23. Немова Н. Н., Мурзина С. А., Неведова З. А., Пеккоева С. Н., Рипатти П. О. Липидный статус молоди и взрослых особей беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae). Доклады Академии наук. 2015;460(4):475. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0869565215040246> EDN: THIAIR
- Nemova N. N., Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Ripatti P. O. Lipid status of larvae and adults of the white sea herring *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae). *Doklady Akademii nauk*. 2015;460(4):475. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.7868/S0869565215040246>
24. Cresci G. A., Bawden E. The gut microbiome: what we do and don't know. *Nutrition in Clinical Practice*. 2015;30(6):734–746. DOI: <https://doi.org/10.1177/0884533615609899>
25. Burrin D., Stoll B., Moore D. Digestive physiology of the pig symposium: Intestinal bile acid sensing is linked to key endocrine and metabolic signaling pathways. *Journal of Animal Science*. 2013;91(5):1991–2000. DOI: <https://doi.org/10.2527/jas.2013-6331>
26. Di Ciaula A., Garruti G., Lunardi Baccetto R., Molina-Molina E., Bonfrate L., Wang D. Q., et al. Bile acid physiology. *Annals Hepatology*. 2017;16(1):S4–S14. DOI: <https://doi.org/10.5604/01.3001.0010.5493>
27. Duane W. C., Javitt N. B. 27-hydroxycholesterol. Production rates in normal human subjects. *Journal of Lipid Research*. 2009;40(7):1194–1199. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10393204/>
28. Kawamata Y., Fujii R., Hosoya M., Harada M., Yoshida H., Miwa M. et al. G protein-coupled receptor responsive to bile acids. *Journal of Biol Chem*. 2003;278(11):435–440. DOI: <https://doi.org/10.1074/jbc.M209706200>
29. Dawson P. A., Hubbert M. L., Rao A. Getting the mOST from OST: Role of organic solute transporter, OSTalpha-OSTbeta, in bile acid and steroid metabolism. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Molecular and Cell Biology of Lipids*. 2010;1801(9):994–1004. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bbalip.2010.06.002>
30. Craddock A. L., Love M. W., Daniel R. W., Kirby L. C., Walters H. C., Wong M. H., Dawson P. A. Expression and transport properties of the human ileal and renal sodium-dependent bile acid transporter. *American Journal of Physiology – Gastrointestinal and Liver Physiology*. 1998;274(1):G157–169. DOI: <https://doi.org/10.1152/ajpgi.1998.274.1.G157>
31. Li T., Chiang Y. L. Bile acids as metabolic regulators. *Current Opinion in Gastroenterology*. 2015;31(2):159–165. DOI: <https://doi.org/10.1097/MOG.0000000000000156>
32. Chiang J. Y. L. Bile acids: regulation of synthesis. *Journal of Lipid Research*. 2009;50(10):1955–1966. DOI: <https://doi.org/10.1194/jlr.R900010-JLR200>
33. Евсютина Ю. В., Ивашкин В. Т. Метаболизм желчных кислот, заболевания печени и микробиом. *Российский журнал гастроэнтерологии, гепатологии, колопроктологии*. 2018;28(2):4–10. DOI: <https://doi.org/10.22416/1382-4376-2018-28-2-4-10> EDN: XPPIPZ
- Yevsyutina Yu. V., Ivashkin V. T. Metabolism of bile acids, liver diseases and microbiome. *Rossiysky zhurnal gastroenterologii, gepatologii, koloproktologii = Russian Journal of Gastroenterology, Hepatology, Coloproctology*. 2018;28(2):4–10. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.22416/1382-4376-2018-28-2-4-10>
34. Tabibian J. H., Masyuk A. I., Masyuk T. V., O'Hara S. P., LaRusso N. F. Physiology of Cholangiocytes. *Comprehensive Physiology*. 2013;3(1):541–565. DOI: <https://doi.org/10.1002/cphy.c120019>
35. Chiang J. Y. L. Regulation of bile acid synthesis. *Frontiers in Bioscience-Landmark*. 1998;3:176–193. DOI: <https://doi.org/10.2741/a273>
36. Mant N. B., Mitropoulos K. A. Cholesterol 7 α -hydroxylase. *Journal of Lipid Research*. 1999;18(2):135–153. DOI: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/557521/>
37. Yun B., Mai K., Zhang W., Xu W. Effects of dietary cholesterol on growth performance, feed intake and cholesterol metabolism in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.) fed high plant protein diets. *Aquaculture*. 2011;319(1–2):105–110. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.06.028>
38. Gu M., Kortner T. M., Pen M., Hansen A. K., Krogdahl Å. Effects of dietary plant meal and soya-saponin supplementation on intestinal and hepatic lipid droplet accumulation and lipoprotein and sterol metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *British Journal of Nutrition*. 2013;111(3):432–444. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0007114513002717>
39. Cruz-Garcia L., Minghetti M., Navarro I., Tocher D. R. Molecular cloning, tissue expression and regulation of liver X receptor (LXR) transcription factors of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2009;153(1):81–88. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2009.02.001>
40. Frisch K., Alstrup A. K. O. On the evolution of bile salts and the farnesoid X receptor in vertebrates. *Physiological and Biochemical Zoology*. 2018;91(2):797–813. DOI: <https://doi.org/10.1086/695810>
41. Boyer J. L., Soroka C. J. Bile formation and secretion: An update. *Journal of hepatology*. 2021;75(1):190–201. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jhep.2021.02.011>
42. Неведова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Разнокачественность липидных и жирнокислотных спектров у сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L., различающихся размерно-весовыми характеристиками. *Сибирский экологический журнал*. 2014;21(4):639–645. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21949028> EDN: SMIBTV
- Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Nemova N. N. Heterogeneity of lipids and fatty acids of fingerlings of atlantic salmon *Salmo salar* L. different in weight and size. *Sibirsky ekologichesky zhurnal*. 2014;21(4):639–645. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21949028>
43. Nazarova M. A., Vasilyeva O. B., Ripatti P. O., Nemova N. N. Fatty acids of tissues of rainbow trout *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) depending on season, age, and forage composition. *Doklady Biological Sciences*. 2012;445(1):258–260. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0012496612040126>

44. Шокурова А. В., Соловьев М. М., Кашинская Е. Н., Бочкарев Н. А., Власенко П. Г. Элементный состав желчи пресноводных костистых рыб из разнотипных озёр Сибири. Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: тез. докл. Междунар. научн. конф., посвящ. 150-летию Севастопольской биологической станции – Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий». Севастополь: ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», 2021. С. 456. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=46715001> EDN: FPQTCP

Shokurova A. V., Solovov M. M., Kashinskaya E. N., Bochkarev N. A., Vlasenko P. G. The elemental composition of the bile of freshwater bony fish from lakes of various types in Siberia. The study of aquatic and terrestrial ecosystems: the past and the present: theses of the International scientific conference, dedicated to the 150th anniversary of the Sevastopol Biological Station – the A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the South Seas and the 45th anniversary of the Research Vessel "Professor Vodyanitsky". Sevastopol: *FGBUN FITS «Institut biologii yuzhnikh morey imeni A. O. Kovalevskogo RAN»*, 2021. p. 456. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=46715001>

45. Рипатти П. О. О связи состава желчных кислот с характером питания. Экологическая биохимия животных. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1978. С. 46–53.

Ripatti P. O. On the relationship between the composition of bile acids and the nature of nutrition. Ecological biochemistry of animals. Petrozavodsk: *Karelsky filial AN SSSR*, 1978. pp. 46–53.

46. Рипатти П. О., Попова Р. А., Бехтерева З. А. Изменчивость желчных кислот у рыб. Сравнительная биохимия рыб и их гельминтов. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1977. С. 56–61.

Ripatti P. O., Popova R. A., Bekhtereva Z. A. Variability of bile acids in fish. Comparative biochemistry of fish and their helminths. Petrozavodsk: *Karelsky filial AN SSSR*, 1977. pp. 56–61.

47. Yamago N. Isolation of allochenodeoxycholic acid from bile of carp (*Cyprinus carpio*). *Yonago Acta Medica*. 1971;15(1):18–20. DOI: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/5151947/>

48. Лежава Д. И. Количественное определение желчных кислот в желчи методом тонкослойной хроматографии. Лабораторное дело. 1969;(1):38–41.

Lezhava D. I. Quantitative determination of bile acids in bile by thin-layer chromatography. *Laboratornoe delo*. 1969;(1):38–41. (In Russ.).

49. Пронина Г. И., Ревякин А. О. Изменения морфофизиологических показателей карпа *Cyprinus carpio* при дефиците питания в условиях аквакультуры. Вопросы ихтиологии. 2015;55(2):241.

DOI: <https://doi.org/10.7868/S0042875215020204> EDN: TPWOCC

Pronina G. I., Revyakin A. O. Changes of the morphophysiological parameters of carp *Cyprinus carpio* at food limitation in aquaculture conditions. *Voprosi ikhtiologii = Journal of Ichthyology*. 2015;55(2):241. (In Russ.).

DOI: <https://doi.org/10.7868/S0042875215020204>

50. Solovyev M. M., Shokurova A. V., Anishchenko O. V., Vlasenko P. G., Kashinskaya E. N., Andree K. B. Dependence of element composition of bile of freshwater and marine fishes on some abiotic and biotic factors. *Frontiers in Marine Science*. 2023;10:1217787. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1217787>

51. Hauser-Davis R. A., De Campos R. C., Bastos F. F., Ziolli R. L., de Campos R. C. Fish bile as a biomarker for metal exposure. *Marine Pollution Bulletin*. 2012;64(8):1589–1595. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.05.017>

52. Spilsbury F., Foysal Md. Ja., Tay A., Gagnon M. M. Gut Microbiome as a Potential Biomarker in Fish: Dietary Exposure to Petroleum Hydrocarbons and Metals, Metabolic Functions and Cytokine Expression in Juvenile *Lates calcarifer*. *Frontiers in Microbiology*. 2022;13:827371. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.827371>

53. Павлов Д. С., Нefeldова З. А., Веселов А. Е., Немова Н. Н., Руоколайнен Т. Р., Васильева О. Б., Рипатти П. О. Липидный статус сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* из разных микробиотопов реки Варзуга. Вопросы ихтиологии. 2008;48(5):679–685. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=11480067> EDN: JRFRMJ

Pavlov D. S., Nefedova Z. A., Veselov A. E., Nemova N. N., Ruokolainen T. R., Vasil'eva O. B., Ripatti P. O. Lipid status of fingerlings of the atlantic salmon *Salmo salar* from different microbiotopes of the Varzuga river. *Voprosi ikhtiologii = Journal of Ichthyology*. 2008;48(5):679–685. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=11480067>

54. Hunn J. Inorganic Composition of Gallbladder Bile from Freshwater Fishes. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH)*. 1976;3:602–605. DOI: <https://doi.org/10.2307/1443389>

55. Boesjes M., Brufau G. Metabolic effects of bile acids in the gut in health and disease. *Current Medicinal Chemistry*. 2014;21(24):2822–2829. DOI: <https://doi.org/10.2174/0929867321666140303142053>

56. Stroeve J. H., Brufau G., Stellaard F., Gonzalez F. J., Staels B., Kuipers F. Intestinal FXR-mediated FGF15 production contributes to diurnal control of hepatic bile acid synthesis in mice. *Laboratory Investigation*. 2010;90(10):1457–1467. DOI: <https://doi.org/10.1038/labinvest.2010.107>

57. Kakimoto T., Kanemoto H., Fukushima K., Ohno K., Tsujimoto H. Bile acid composition of gallbladder contents in dogs with gallbladder mucocele and biliary sludge. *American Journal of Veterinary Research*. 2017;78(2):223–229. DOI: <https://doi.org/10.2460/ajvr.78.2.223>

58. Kim G.-B., Brochet M., Lee B. H. Cloning and characterization of a bile salt hydrolase (*bsh*) from *Bifidobacterium adolescentis*. *Biotechnology Letters*. 2005;27(12):817–822. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10529-005-6717-3>

59. Yamamoto T., Suzuki N., Furuita H., Sugita T., Tanaka N., Goto T. Supplemental effect of bile salts to soybean meal-based diet on growth and feed utilization of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Fisheries Science*. 2007;73:123–131. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2007.01310.x>

60. Kortner T. M., Penn M. H., Björkhem I., Måsøval K., Krogdahl Å. Bile components and lecithin supplemented to plant based diets do not diminish diet related intestinal inflammation in Atlantic salmon. *BMC Veterinary Research*. 2016;12:190. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12917-016-0819-0>

61. Назарова М. А., Васильева О. Б., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Концентрация липидных компонентов в мышцах радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1972) в зависимости от периода хранения биологического материала перед его фиксацией. Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2014;(5):157–162. Режим доступа: <https://elibrary.ru/item.asp?id=22911657> EDN: THJTVT

Nazarova M. A., Vasileva O. B., Ripatti P. O., Nemova N. N. The concentration of lipid components in the muscles of rainbow trout *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1972) depending on the pre-fixation period. *Trudi Karelskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* = Transactions of the Karelian research centre of the Russian academy of sciences. 2014;(5):157–162. (In Russ.). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=22911657>

62. Romano N., Kumar V., Yang G., Kajbaf K., Rubio M. B., Overturf K. et al. Bile acid metabolism in fish: disturbances caused by fishmeal alternatives and some mitigating effects from dietary bile inclusions. *Reviews in Aquaculture*. 2020;12(3):1792–1817. DOI: <https://doi.org/10.1111/raq.12410>

63. Касумян А. О., Виноградская М. И. Вкусовая привлекательность жёлчных веществ для рыб. Вопросы ихтиологии. 2019;59(4):473–482. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0042875219040118> EDN: DGHJEE

Kasumyan A. O., Vinogradskaya M. I. Palatability of bile substances for fish. *Voprosi ikhtiologii* = Journal of Ichthyology. 2019;59(4):473–482. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.1134/S0042875219040118>

64. Giaquinto P. C., Barreto R. E., Volpato G. L., Fernandes-de-Castilho M. Bile acids as potential pheromones in pintado catfish *Pseudoplatystoma corruscans* (Spix & Agassiz, 1829): electrophysiological and behavioral studies. *Neotropical Ichthyology*. 2015;13(1):237–244. DOI: <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20140013>

65. Krogdahl Å. Alternative protein sources from plants contain antinutrients affecting digestion in salmonids. *Proceedings of the Third International Symposium Feeding of Nutrition Fish*. Japan, 1989. pp. 253–261.

66. Giaquinto P. C., Hara T. J. Discrimination of bile acids by the rainbow trout olfactory system: Evidence as potential pheromone. *Biological Research*. 2008;41(1):33–42. DOI: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18769761/>

67. Yao T., Gu X., Liang X. F., Fall F. N., Cao A. Z., Zhang S. S. et al. Tolerance assessment of dietary bile acids in common carp (*Cyprinus carpio* L.) fed a high plant protein diet. *Aquaculture*. 2021;543:737012. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737012>

68. Wang L., Sagada G., Wang Ch., Liu R., Li Q., Zhang Ch., Yan Yu. Exogenous bile acids regulate energy metabolism and improve the health condition of farmed fish. *Aquaculture*. 2023;562:738852. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738852>

Сведения об авторах

Прусаков Алексей Викторович, доктор вет. наук, заведующий кафедрой внутренних болезней животных, ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины», ул. Черниговская, д. 5, Санкт-Петербург, Российская Федерация, 196084, e-mail: nir@spbguv.m.ru,

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5582-5155>

Голодяева Мария Сергеевна, кандидат вет. наук, доцент кафедры внутренних болезней животных, ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины», ул. Черниговская, д. 5, Санкт-Петербург, Российская Федерация, 196084, e-mail: nir@spbguv.m.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4059-526X>

✉ **Понамарёв Владимир Сергеевич**, кандидат вет. наук, доцент кафедры фармакологии и токсикологии, ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины», ул. Черниговская, д. 5, Санкт-Петербург, Российская Федерация, 196084, e-mail: nir@spbguv.m.ru,

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6852-3110>, e-mail: psevdopyos@mail.ru

Information about the authors

Alexey V. Prusakov, DSc in Veterinary Science, Head of the Department of Animal Internal Medicine, Saint Petersburg State University of Veterinary Medicine, Chernigovskaya St., 5, Saint Petersburg, Russian Federation, 196084, e-mail: nir@spbguv.m.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5582-5155>

Maria S. Golodyaeva, PhD in Veterinary Science, associate professor, the Department of Animal Internal Medicine, Saint Petersburg State University of Veterinary Medicine, Chernigovskaya St., 5, Saint Petersburg, Russian Federation, 196084, e-mail: nir@spbguv.m.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4059-526X>

✉ **Vladimir S. Ponomarev**, PhD in Veterinary Science, associate professor, the Department of Pharmacology and Toxicology, Saint Petersburg State University of Veterinary Medicine, Chernigovskaya St., 5, Saint Petersburg, Russian Federation, 196084, e-mail: nir@spbguv.m.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6852-3110>, e-mail: psevdopyos@mail.ru

✉ – Для контактов / Corresponding author